ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 47, 6, 2013

УДК 576.895.771

ЗАМЕЧАНИЯ О БЛОХАХ XENOPSYLLA VEXABILIS JORDAN, 1925 (PULICIDAE: SIPHONAPTERA) ВО ВЬЕТНАМЕ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ АНТРОПОГЕННЫХ ОЧАГОВ ЧУМЫ

© В. В. Сунцов, Н. И. Сунцова

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33. Москва, 119071
E-mail: vvsuntsov@rambler.ru

Поступила 05.07.2013

Показано, что блоха *Xenopsylla vexabilis* Jordan, 1925, которая была основным переносчиком возбудителя чумы в «природных» очагах Гавайских островов в первой половине XX в., является специфическим паразитом малой белозубой крысы (*Berylmys berdmorei*), обитающей в тропических лесах и саванноподобных грасслендах Индокитая, включая Вьетнам. На синантропных крысах в населенных пунктах Вьетнама *X. vexabilis* не отмечена. На стыках естественных ландшафтов и агрокультурных земель *X. vexabilis* обнаружена на полевых обитателях — индийской (*Bandicota indica*) и бирманской (*B. savilei*) бандикотах и лесной крысе *Rattus koratensis*. Сделано заключение, что хозяевами этого вида блохи, участвовавшими в качестве промежуточного звена в интродукции паразита в популяции синантропных крыс островов Пацифики, могли быть бандикоты. Приведенные в работе данные о блохе *X. vexabilis* свидетельствуют об отсутствии коэволюционных связей компонентов рецентной эпизоотической триады чумы *Rattus exulans—X. vexabilis—Yersinia pestis*.

Ключевые слова: антропогенные очаги чумы, Гавайские острова, Вьетнам, *Berylmys berdmorei*, *Rattus exulans*, *Xenopsylla vexabilis*, *Yersinia pestis*.

Для изучения исторического формирования очагов чумы в мире и выяснения механизмов их устойчивого длительного функционирования в различных природно-климатических и социально-демографических условиях нужны наглядные естественные модели. Одну из таких адекватных моделей представляют очаги чумы на Гавайских островах. Острова удалены от материков на тысячи километров, там нет эндемичных грызунов, и следовательно, устойчивые очаги чумы не могли возникнуть естественным образом. С момента завоза возбудителя на рубеже XIX—XX вв. и до момента искоренения чумы в 1960—1970-х годах на Гавайском архипелаге существовали очаги двух типов: в населенных пунктах и в природно-агрокультурных ценозах.

В населенных пунктах основными хозяевами возбудителя были серая (*Rattus norvegicus*) и черная (*R. rattus*) крысы и домовая мышь (*Mus muscu-*

lus) с одним основным переносчиком — космополитной «крысиной» блохой африканского происхождения *Xenopsylla cheopis*. В исходном естественном ареале в долине Нила и африканской Сахели *X. cheopis* является специфическим паразитом травяных мышей рода *Arvicanthis* (Hopkins, Rothschild, 1953; Traub, 1963, 1972a; Beaucournu, 1999). С Африканского континента по миру эта блоха стала распространяться недавно, не ранее середины-конца XIX в., и этот процесс пока еще не завершен. Как самостоятельный вид она впервые была описана в 1903 г. с мыши *Acomys witherbyi* из Судана. Другие «популярные» блохи синантропных и домашних животных были описаны значительно раньше: *Pulex irritans* — в 1759 г., *Nosopsyllus fasciatus* — в 1801, *Leptopsylla segnis* — в 1811, *Ctenocephalides canis* — в 1826, *Ct. felis* — в 1835. Широкую известность *X. cheopis* приобрела лишь в разгар 3-й пандемии чумы, когда попала в поле зрения ученых, как основной переносчик возбудителя инфекции в крысиных очагах.

В сохранившихся на Гавайях массивах тропического леса, в естественных саванноподобных грасслендах, на сельскохозяйственных полях и участках плантаций сахарного тростника, прилегающих к девственным территориям, возбудитель чумы циркулировал в популяциях малой или полинезийской крысы (*R. exulans*) и паразитирующей на ней блохи *X. vexabilis* (Eskey, 1934; Haas, 1969; Ikeda, 1985). «Природные» очаги в естественных ландшафтах, как и синантропические в населенных пунктах, были созданы человеком. Интрига состоит в том, что нигде в мире нет иных природных очагов чумы, кроме гавайских, где переносчиком возбудителя была бы блоха *X. vexabilis* и где эпизоотический процесс поддерживала бы паразитарная система *R. exulans—X. vexabilis*. При этом *X. vexabilis* отнесена к наиболее эффективным переносчикам чумы в мире (Kartman et al., 1956; Ващенок, 1988). Возникают вопросы: 1) каким образом на Гавайских островах сформировалась рукотворная «природная» эпизоотическая триада «*R. exulans—X. vexabilis—Yersinia pestis*»; 2) если гавайские «природные» очаги чумы возникли только в начале XX в., то можно ли говорить о каких-либо межвидовых коэволюционных связях (особенно в отношении механизма блокообразования) эффективного переносчика *X. vexabilis* и возбудителя чумы. При этом известно, что все три сочлена эпизоотической триады имеют эндемичные ареалы в разных географических районах мира.

Родиной малой крысы считают острова Зондского шельфа (Ява, Флорес), где обитает дикая белобрюхая форма *R. exulans wichmanni* Jentink (Tate, 1935; Schwarz, Schwarz, 1960). Расселение ее по Индокитайскому п-ову и островам Океании началось в древние времена, три и более тысяч лет назад; на Гавайях малая крыса обосновалась не менее 800 лет назад, задолго до проникновения туда черной и серой крыс и блохи *X. cheopis* (Williams, 1973; Atkinson, 1985; Matisoo-Smith, Robins, 2004). Завезенная на материк Индокитая малая крыса осталась синантропным животным. Она редко выходит на небольшое расстояние от человеческого жилья и строений и совершенно отсутствует в нетронутой цивилизацией природе. Иначе обстоит дело на островах, где она обитает и в населенных пунктах, и в агрокультурной зоне, и в естественных травянистых и лесных ценозах. При этом на материке на малой крысе паразитирует в основном космополитная блоха *X. cheopis*, на островах в населенных пунктах — также *X. cheopis*, а вне населенных пунктов, под открытым небом — другие завозные и местные виды (Haas, 1969; Kusharyono et al., 1979).

Блоха *X. vexabilis* как паразит крыс отмечена на Индокитайском п-ове, в Австралии, на Яве, Новой Гвинее, в Новой Зеландии, на Филиппинах и некоторых малых островах Пацифики, включая Гавайские (Hopkins, Rothschild, 1953; Dunnet, Mardon, 1974; Durden, Traub, 1990). После ее обнаружения Маршаллом (Marshall, 1977) в джунглях Таиланда на дикой малой белозубой крысе *Berylmys berdmorei* стало очевидным, что эта блоха является специфическим паразитом указанной крысы, и ее исходный ареал на материке соответствует ареалу хозяина. Напрашивается вопрос, каким образом блоха мало известного и далеко не многочисленного лесного обитателя Индокитая распространилась по островной Юго-Восточной Азии, проникла на Австралийский континент и некоторые отдаленные острова Океании?

Возбудитель чумы *Y. pestis* был завезен на Гавайи в начале 3-й пандемии, в 1899 г. Пандемическому «триумфальному» шествию чумы по миру предшествовало ее распространение по торговым и военным маршрутам в середине XIX в. с Индостана в китайскую провинцию Юннань (Beaucournu, 1999; Moseng, 2004). Вышедший из Индостана вид бактерии имеет четкий таксономический признак — отсутствие способности ферментировать глицерин (gly$^-$) и использовать его в метаболических процессах. Этот признак является надежной биохимической, генетической и молекулярной меткой, по которой прослеживают экспансию возбудителя с Индостана по всему миру во время 3-й пандемии. Естественным образом (без какого-либо прямого или косвенного участия человека) бактерия с высоко устойчивым признаком gly$^-$ циркулирует только в популяциях индийской песчанки *Tatera indica* на Индостане, тем самым заслуживает отдельного подвидового таксономического статуса *Y. pestis tatera-indica* (Сунцов, Сунцова, 2008). Это наиболее молодой подвид возбудителя чумы. Его анцестральная форма, несущая плезиоморфный признак gly$^+$, из района происхождения вида *Y. pestis* ssp. *tarbagani* в Центральной Азии продвинулась к Индостану естественным образом по принципу «масляного пятна» в позднем плейстоцене-голоцене (Сунцов и др., 2011). Утерю способности ферментировать глицерин индостанским возбудителем чумы логично связать с африканскими корнями происхождения рода *Tatera* (Bates, 1988; Павлинов и др., 1990) и, как следствие, не столь существенной ролью глицерина в метаболических процессах у этих тропических песчанок. Все остальные, кроме *Tatera*, основные хозяева возбудителя чумы в первичных природных очагах Евразии (сурки, суслики, песчанки родов *Rhombomys* и *Meriones*, полевки, пищухи) имеют голарктическое происхождение. Возбудитель чумы *Y. pestis* дивергировал от психрофильного псевдотуберкулезного микроба *Y. pseudotuberculosis* O:1b, обладающего признаком gly$^+$, во время максимального азиатского (сартанского) похолодания в паразито-хозяинной системе «монгольский сурок-тарбаган *Marmota sibirica*—блоха *Oropsylla silantiewi*« (Сунцов, Сунцова, 2000, 2006; Сунцов, 2012). Глицерин в метаболических процессах у зимоспящих млекопитающих (как продукт расщепления жира) и насекомых (как криопротектор) играет существенную роль, что не могло не сказаться на адаптации возбудителя чумы к «холодной» среде обитания — организмам спящего в зимовочной норе монгольского сурка и его специфической блохи. Адаптация выразилась, помимо прочего, в сохранении у него плезиоморфного признака gly$^+$. В условиях же жаркого африканского климата на родине *Tatera* и на родине *T. indica* на Индостане у животных нет необходимости в энергетическом депо в виде больших запасов подкожного, внутримышечного и полостного жира, необходимого для переживания холодного периода года (Perrin, 1981): нет жира — нет глицерина — нет признака gly$^+$ у возбудителя чумы.

Резюмируя изложенные выше факты, можно утверждать, что на Гавайском архипелаге возбудитель закрепился в начале XX в. в уже существовавшей прежде паразито-хозяинной системе *R. exulans*—*X. vexabilis*. Процесс формирования этой системы не очевиден и уходит в историческое прошлое. И в этом процессе определенную роль могли сыграть мелкие млекопитающие побережья Индокитая, в частности Вьетнама, заселенного в древние времена австронезийскими племенами — превосходными мореходами, покорявшими Пацифику. Во Вьетнаме нет природных и антропургических очагов чумы, только антропогенные, локализованные в населенных пунктах и образованные только интродуцированными из других стран и континентов сочленами эпизоотической триады грызун-блоха-возбудитель: малая крыса завезена с Зондского шельфа, черная — с Индостана, серая крыса — из северо-восточного Китая, блоха *X. cheopis* — с корабельными крысами из Африки, возбудитель чумы (gly$^-$) — через Юннань с Индостана. Материалы, полученные нами в процессе изучения таких исключительно антропогенных очагов, отчасти проясняют вопрос о происхождении очагов на Гавайях и вносят коррективы в концепцию природной очаговости чумы благодаря нашим находкам блохи *X. vexabilis*.

ЗАМЕЧАНИЯ О ФАУНЕ БЛОХ ВЬЕТНАМА

Вьетнам — страна, расположенная в зоне разнообразных тропических лесов, от саванноподобных равнинных до горных дождевых. В сомкнутых сумрачных тропических лесах не выражен ярус наземной травяной растительности. Число видов млекопитающих, устраивающих глубокие норы, невелико: барсуки, дикобразы, белозубые крысы. Многочисленные виды диких лесных и саванных мелких млекопитающих устраивают, как правило, неглубокие убежища в поверхностных слоях грунта, в дуплах деревьев, в подгнивающих стволах упавших деревьев, выворотах корней, под пнями, на мезовозвышениях рельефа, в термитниках. Гнезда в убежищах этих животных или не имеют гнездовой выстилки вовсе, или она скудная и устроена из жестких стеблей, тонких веток, высохшего листового опада. Блохи в таких убежищах и на их обитателях встречаются редко и в малом числе.

В 1989—2012 гг. на 38 710 ловушко-ночей, накопленных при изучении вьетнамских очагов чумы (12 791 — в населенных пунктах, 5887 — в агрокультурных и саванноподобных ландшафтах, 20 011 — в тропических лесах), мы отловили 3506 мелких млекопитающих. Всех отловленных животных осматривали на наличие блох, собрали более 3200 экз. В сборах

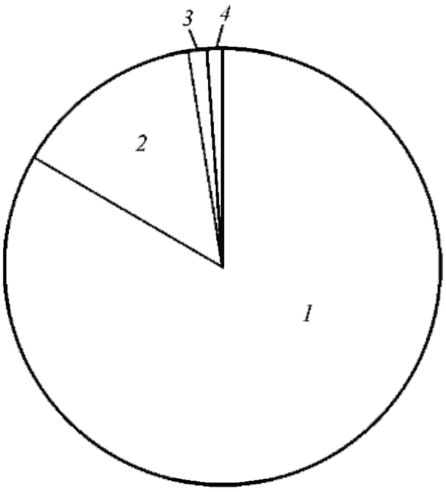

Рис. 1. Соотношение видов блох, собранных во Вьетнаме с мелких млекопитающих в 1989—2012 гг.

1 — *Xenopsylla cheopis*, *2* — *X. vexabilis*, *3* — *Lentistivalius klossi*, *4* — прочие 16 видов.

Fig. 1. Ratio of the flea species of small mammals of Vietnam, collected in 1989—2012.

доминировали 2 вида: *X. cheopis* и *X. vexabilis* (рис. 1). Причем первый встречается только на синантропных животных в населенных пунктах в домах и строениях и очень редко на расстоянии не далее 0.1—0.5 км от них, второй — практически только на малой белозубой крысе.

При высоком видовом разнообразии фауны мелких млекопитающих Вьетнама семейств Muridae, Sciuridae, Soricidae, насчитывающем около 60 видов (Кузнецов, 2006), на них паразитирует сравнительно небольшее число видов блох (Suntsov et al., 1997; Adler et al., 1999, 2001; Beaucournu et al., 2000). Причем численность подавляющего числа видов ничтожна. Основная причина — длительный дождевой сезон, который продолжается с мая по октябрь. Ввиду высокой влажности почвенного профиля, здесь нет экологических условий для процветания эктопаразитов с гнездово-норовым образом жизни, таких как блохи (отряд Siphonaptera) или гамазовые клещи (род *Haemogamasus*), расцвет которых сопряжен с эволюцией норовых млекопитающих, обитающих в более сухом умеренном и теплом климате. В субстрате гнезд мелких млекопитающих во влажной теплой среде быстро развиваются грибы, актиномицеты и другие гетеротрофы, поселяется масса хищных членистоногих, что создает неблагоприятные условия для обитания и развития личинок блох (Sharif, 1951; Olson, 1969). Относительно трудностей изучения блох во влажных тропиках из-за их низкой численности Трауб (Traub, 1972b) писал: « несмотря на интенсивные поиски эктопаразитов мелких млекопитающих в тропических районах Юго-Восточной Азии (Борнео, Малайзия и др.), никогда не удавалось найти блох на зверьках, обитающих близ побережий и на малых островах, где живут многочисленные виды лесных крыс, древесных белок, тупайи, но в дождевой сезон выпадает большое количество осадков, а в сухой сезон в низинных приморских местностях стоит нестерпимая жара». Собственно, низкая численность блох характерна для обитателей влажных тропических лесов и других континентов: Африки, Северной, Центральной и Южной Америки, Австралии (Tipton, Mendez, 1966; Dunnet, Mardon, 1974).

Высокая численность *X. cheopis* на синантропных крысах вполне понятна: у себя на родине в Африке эта блоха обитает на диких животных в условиях сухого теплого климата Сахели и долины Нила, а во Вьетнаме многочисленна, но встречается только на синантропных животных. Выплод имаго происходит в гнездах, устроенных в жилых домах и строениях, защищенных от дождевых осадков, т. е. «под крышей», в условиях искусственного сухого климата. Большая численность *X. vexabilis* на обитателе естественных ценозов Вьетнама — малой белозубой крысе в сравнении с другими «дикими» видами блох также находит убедительное объяснение.

XENOPSYLLA VEXABILIS ВО ВЬЕТНАМЕ

Белозубые крысы рода *Berylmys* в отличие от многих других представителей индокитайских лесных и саванных Muridae — специализированные землерои, предпочитают селиться в местностях с мягким лессовым или песчаным грунтом. Малую белозубую крысу можно отнести к обычным обитателям лесов на приморских песках и на прибрежных островах Южно-Китайского моря. Питается она сочными корневищами злаков, осок и других травянистых корневищных растений, побегами и молодыми ростками деревьев, кустарниковой порослью, особо обильной по берегам ручьев и водоемов, на кромках и полянах вне сомкнутого полога тропического леса, в местах вывала перестойных деревьев, образующих верхний ярус, на лесных гарях, локальных вырубках и других открытых участках среди леса, заросших высокими злаками. Гнезда устраивает подобно степным грызунам, из мягких лущеных листьев злаков в норах 1.0—2.0 м глубины, расположенных в непромокаемых или хорошо дренируемых слоях ферраллитных почв ниже латеритного панциря, под куполами термитников, в нишах скал, под крупными валунами, под пологом густых куртин тростника, т. е. в местах, не подверженных повышенному увлажнению. Такие места в тропическом лесу и саванноподобных ландшафтах встречаются мозаично, локально. Поэтому индивидуальные участки расположены на больших расстояниях один от другого, и плотность населения белозубых крыс в целом низкая (Adler et al., 1999). В то же время способность малой белозубой крысы устраивать в защищенных от избыточного увлажнения глубоких норах большие гнезда из мягкого материала, создала условия для существования в них микропопуляций блохи *X. vexabilis* с высокой численностью. Причем, хотя этот вид и адаптирован к условиям обитания во влажных тропиках Индокитая, имаго можно встретить на хозяевах преимущественно в сухой сезон, с декабря по май: в эти месяцы на отловленных зверьках мы отмечали доминирование не пивших крови недавно вышедших из коконов молодых имаго (неопубликованные данные).

X. vexabilis — это единственный вид ксерофильного рода *Xenopsylla*, паразитирующий на диких млекопитающих во Вьетнаме. Ареал рода охватывает обширные пространства Африки и Азии (рис. 2). Происхождение подсем. Xenopsyllini связывают с Африканским континентом (Медведев, 1996; Beaucournu et al., 2000). По морфологическим признакам *X. vexabilis*

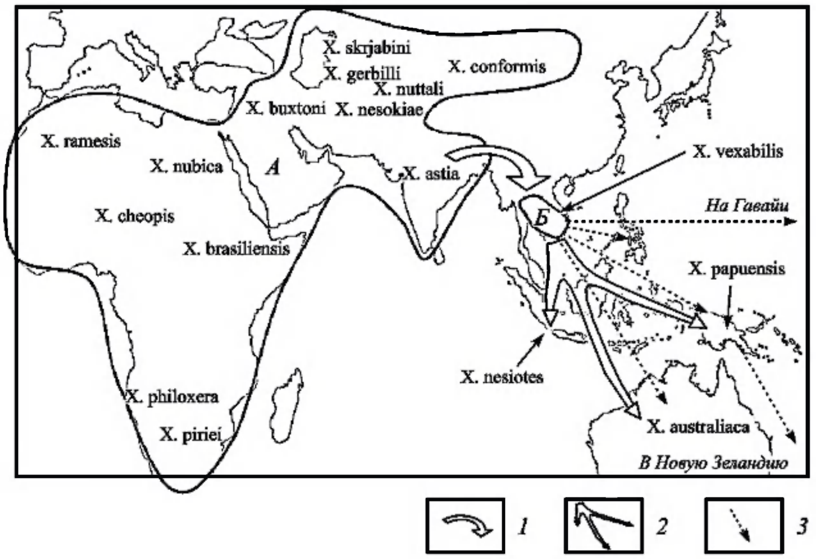

Рис. 2. Вероятный путь формирования юго-восточного фонда блох рода *Xenopsylla*.

А — современный сплошной афро-азиатский ареал рода *Xenopsylla*, *Б* — современный изолированный ареал *Xenopsylla vexabilis*. *1* — переход *Xenopsylla* на *Berylmys berdmorei* в период мировой регрессии мирового океана с формированием нового специализированного вида *Xenopsylla vexabilis*; *2* — эволюционная экспансия рода *Xenopsylla* на юго-восток с образованием новых специализированных видов *X. nesiotes*, *X. australiaca*, *X. papuensis*; *3* — антропогенное расселение блохи *Xenopsylla vexabilis* древними мореходами в Австралию, Новую Зеландию, на Филиппины, Новую Гвинею и некоторые острова Океании, включая Гавайские.

Fig. 2. Possible spread of the flea genus *Xenopsylla* in the South East.

очень близка к *X. astia* — специфическому паразиту индийской песчанки, и есть основания предполагать их непосредственное родство и относительно недавнюю дивергенцию (Hirst, 1927). Саванноподобные ландшафты Индостана (заселенные индийской песчанкой) и Индокитая (заселенные малой белозубой крысой) в периоды четвертичных регрессий мирового океана неоднократно смыкались на прибрежных равнинах (Frenzel, 1992; Woodruff, 2003) (рис. 3). Как норные животные саванноподобных грасслендов, индийская песчанка и малая белозубая крыса, надо полагать, через норовые контакты имели паразитарные связи, обеспечившие эволюционный переход блохи *X. astia* на нового восточного соседа и специализацию к нему, т. е. преобразование в специфического паразита. Время становления *X. vexabilis* как нового вида пока не ясно, но, по-видимому, достаточно отдаленное.

Из индокитайских *Xenopsylla* сформировался самый дальний юго-восточный фонд рода: *X. nesiotes, X. australiaca, X. papuensis* — на Зондских островах, в Австралии, Новой Гвинее (рис. 2). Помимо естественной экспансии рода *Xenopsylla* на юго-восток, много позднее, уже во времена освоения островов Пацифики человеком, свершилась широкая антропогенная восточная экспансия вида *X. vexabilis* (рис. 2). Но каким образом? На синантропных крысах мы не нашли этой блохи, и в литературных источниках какие-либо упоминания о встрече ее в населенных пунктах Вьетнама и Индокитая в целом отсутствуют.

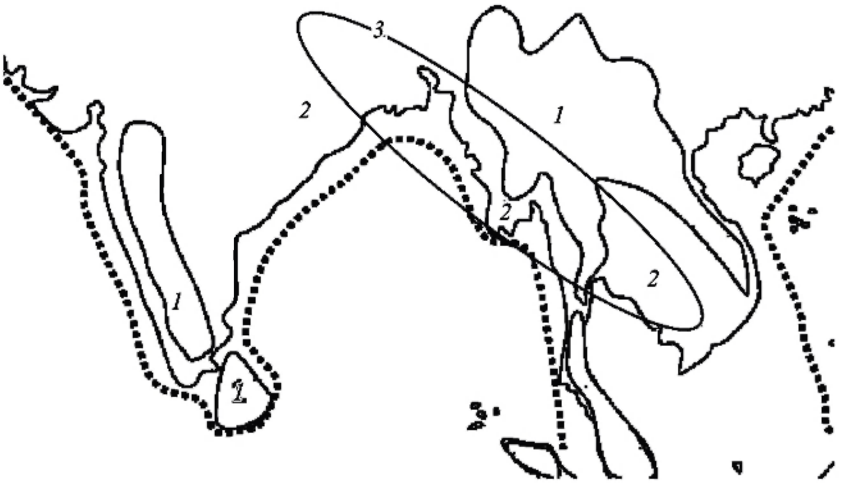

Рис. 3. Распространение основных ландшафтов Индостана и Индокитая в периоды четвертичных похолоданий и регрессий уровня мирового океана (по: Frenzel, 1992; Woodruff, 2003).

1 — вечнозеленые тропические леса, *2* — травянистые степи и саванноподобные грассленды, *3* — зона вероятных норовых контактов индийской песчанки (*Tatera indica*) и малой белозубой крысы (*Berylmys berdmorei*); предполагаемый район видообразования *Xenopsylla vexabilis*. Точечной линией показан контур материка во время последней четвертичной регрессии уровня мирового океана.

Fig. 3. Distribution of the main Hindustan and Indo-China landscapes during Quaternary cooling periods and regressions of World Ocean level (after Frenzel, 1992; Woodruft, 2003).

Малая белозубая крыса, хотя и с не высокой численностью, заселяет агрокультурные ландшафты, преимущественно плантации маниока (кассавы), прилегающие к лесным массивам. Клубневидные корневища этого издревле культивируемого широко распространенного в тропиках высокоурожайного быстрорастущего кустарника являются любимым лакомством почти всех видов грызунов и куриных птиц (фазанов, банкивских кур). Другими экзоантропными животными, активно заселяющими плантации маниока и сельхозугодья, являются вездесущие бандикоты: индийская (*Bandicota indica*) и бирманская (*B. savilei*). Они не имеют своих специфических блох, но в условиях синантропии при обитании в домах и строениях обычно инфестированы «крысиной» блохой *X. cheopis*. Малая белозубая крыса и бандикоты, совместно обитающие на стыках агроландшафтов и естественных ценозов, предположительно, имеют норовые контакты, и *X. vexabilis* здесь встречена нами на бандикотах, хотя и в небольшом числе (см. таблицу).

Помимо бандикот, *X. vexabilis* мы обнаружили на относительно немногочисленной «дикой» крысе *R. koratensis*, отловленной на поле маниока. Таксономический статус этой крысы пока не вполне определен, экология изучена слабо.

Следует отметить, что к настоящему времени во Вьетнаме сохранились лишь жалкие остатки естественных тропических лесов на мягких плодородных почвах древних речных долин и приморских равнин, поэтому сты-

Мелкие млекопитающие, отловленные в различных местообитаниях, и количество собранных с них блох[1]

Small mammals collected from different habitations and number of derived fleas

	Виды животных	Отловлено животных	Собрано блох			
			X. cheopis	*X. vexabilis*	*L. klossi*	Прочие виды
Населенные пункты		1345	2503	0	10	27
Агроценозы и саванноподобные стации	*Berylmys berdmorei*	27		72		—
	Bandicota savilei	261	7	2		—
	B. indica	148	31	2		—
	Rattus exulans	63	37			—
	R. rattus	62				—
	R. tanezumi	19				—
	R. sp.	15	1			—
	R. koratensis	70		2		—
	R. argentiventer	29				—
	Menetes berdmorei	38				—
	Callosciurus erythraeus	2				—
	C. flavimanus	5				—
	Tamiops rodolphi	1				—
	Tupaia glis	5				—
	Mus caroli	1				—
	M. cervicolor	15				—
	Herpestes javanicus	1			1	—
	Maxomys surifer	69			1	—
	Niviventer fulvescens	31				—
	N. langbianus	2				—
	Leopoldamys sabanus	12				—
	Suncus murinus	6	2			—
	Mus sp.	2				—
	R. norvegicus	1	9			—
	Всего	885	87	78	2	0
Тропический лес		1276	0	369	29	33

Примечание.[1] Видовой состав мелких млекопитающих и их блох в населенных пунктах и тропическом лесу представлен в других работах (Сунцов и др., 1995; Suntsov et al., 1997; Adler et al., 1999, 2001; Beaucournu et al., 2002; Сунцов, Сунцова, 2006; Сунцов и др., 2011).

ки агроландшафтов и естественных ценозов, по облику близких к древним, отыскать не так просто. Как следствие, изучение совместных поселений лесных и «полевых» крыс с целью воссоздания отдаленной ретроспективы земледельческого освоения тропических лесов составляет большую проблему.

Численность бандикот во Вьетнаме претерпевает годовые флуктуации. Так, в период с 2000 по 2012 г. в провинции Тайнинь мы отметили 3 пика численности бирманской бандикоты: большие в 2004 и 2009 гг. и меньший — в 2007 г. (Сунцов и др., 2011). В годы подъема численности бирманская бандикота может заселять деревенские дома, где обычно обитает малая крыса, а вдоль оживленных автотрасс ее дополняет домовая многозубка (*Suncus murinus*). На всех синантропных и экзоантропных грызунах обычна крысиная блоха *X. cheopis*. Сходные данные имеются по индийской бандикоте в окрестностях приморского города Нячанга (Cavanaugh et al., 1968). До недавнего времени было принято считать, что во Вьетнаме, подобно Индии, имеются природные очаги чумы в популяциях диких норовых животных — многочисленных лесных и саванных Muridaae (Фенюк, 1959). Индийскую бандикоту считали промежуточным звеном, связывающим хозяев «дикой» чумы с популяциями синантропных крыс (Cavanaugh et al., 1968, 1969). Вопрос, почему индокитайская блоха *X. vexabilis* не перешла к паразитированию на местных индокитайских синантропных крысах и не была вовлечена в трансмиссию возбудителя чумы в синантропных очагах Индокитая, но каким-то образом оказалась активным переносчиком чумы на Гавайях, оставался не решенным.

Личинки *X. vexabilis* (=*X. hawaiiensis*) нуждаются в питании детритом, образовавшимся в норах из зеленой травяной ветоши, что связано, по-видимому, с адаптацией блошиных личинок к существованию в естественных условиях в гнездах, изготовленных из зеленых злаков (Stark, Kartman, 1957). Синантропные же крысы в населенных пунктах не устраивают гнезд из зеленой травы, не могут обеспечить личинок *X. vexabilis* полноценной пищей, необходимой для поддержания жизнеспособности. В этих условиях вне конкуренции оказалась африканская сухолюбивая блоха *X. cheopis* (Beaucournu, 1999).

Видимо, сходная ситуация имела место и в случае с блохой индийской песчанки *X. astia*. Еще в 1940-е годы *X. astia* была отмечена как вполне обычный интродуцированный переносчик чумы в Сайгоне (Herivaux, Toumanoff, 1948; Beaucournu et al., 2002). Но сейчас она во Вьетнаме отсутствует. Она полностью замещена космополитной *X. cheopis*. За более чем двадцатилетний период исследований очагов чумы Вьетнама нам удалось обнаружить только два экземпляра *X. astia* на черных крысах, отловленных в морском порту Дананга. Вполне очевидно, что в урбанистических условиях «под крышей» *X. astia* не выдержала конкуренции с *X. cheopis*. Это наводит на мысль, что до начала тесных экономических связей Индостана с народами восточного побережья Индокитая на синантропных крысах побережья в малых деревнях, сливавшихся с природой, доминировала *X. vexabilis*. В те патриархальные времена, когда *X. cheopis* и *X. astia* оставались еще в границах своих первичных ареалов в Африке и на Индостане, древними мореходами *X. vexabilis* была распространена за пределы материка. Затем в XIX—начале XX в. *X. astia*, вышедшая из Индии с синантропными (корабельными) крысами, достигла африканского побережья на западе и продвинулась далеко на юго-восток, где достигла Бирмы, Таиланда, Малайзии, Камбоджи, Вьетнама, островов Явы и Сулавеси (Hirst, 1927; Hopkins, Rothschild, 1953; Elbel, Thaineua, 1957; Klein, 1971; Klein et al., 1973; Walton, Tun, 1978; Tan, King, 1979; Durden, Traub, 1990). В более крупных и более цивилизованных портовых (приморских, приречных) поселениях человека она потеснила, а местами, видимо, полностью заместила былого доминанта *X. vexabilis*. А уже в новое время, в XX в., быстро распространяющаяся с синантропными крысами по всему миру *X. cheopis* в условиях «под крышей» оказалась вне конкуренции. При этом на наиболее удаленных от Индостана территориях Индокитая она заместила в населенных пунктах «под крышей» и *X. astia*, и остатки *X. vexabilis*. Поэтому наиболее древней антропогенной промежуточной паразитарной системы «синантропные крысы—блоха *X. vexabilis*» во Вьетнаме (и, видимо, в Камбодже, Малайзии и Зондских островах) к настоящему времени не сохранилось вовсе. Но кое-где на отдаленных малых островах Пацифики вне населенных пунктов сохранились ее реликты. А на обширном Австралийском континенте *X. vexabilis* стала обычным эктопаразитом многочисленных местных диких Muridae, обитающих в аридной зоне, и изредка как случайный паразит встречается на сумчатых барсуках — бандикутах (Peramelidae) (Smit, 1965; Dunnet, Mardon, 1974).

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Благодаря экологическим и молекулярно-генетическим данным, полученным в последние годы, все в большей мере проясняются подходы к решению одной из наиболее «беспокойных» с библейских времен житейских и научных проблем человечества — происхождения и мирового распространения возбудителя *Y. pestis*. Молекулярная генетика расширила и углубила наши представления о структуре биоразнообразия вида *Y. pestis*, внесла существенный вклад в современную полифазную систематику рода *Yersinia*. На основе новых экологических данных была раскрыта сущность одного из главных факторов эволюции возбудителя чумы — меж- и внутривидовой борьбы за существование в процессе формирования вида *Y. pestis* и создан вполне доверительный, непротиворечивый эколого-генетический сценарий его происхождения и мировой экспансии (Сунцов, Сунцова, 2000, 2006, 2008, 2009; Сунцов, 2012). Изложенные в настоящей работе факты, касающиеся распространения во Вьетнаме и в мире блохи *X. vexabilis*, дополняют этот сценарий, придают ему черты большей убедительности, подчеркивают важную роль человека в формировании новых антропогенных и вторичных природных очагов и глобализации ареала чумы, расширяют границы приложения теории природной очаговости этой инфекции, наполняют ее новым пониманием.

Особенности распространения блохи *X. vexabilis* во Вьетнаме и характер ее паразитарных связей с мелкими млекопитающими, заселяющими разные местообитания, позволили выявить хозяев — бандикот как промежуточное звено расселения этого вида блохи, через которые могла осуществиться форезия *X. vexabilis* из индокитайских джунглей в приморские агроценозы. Впоследствии эта блоха распространилась по Океании, включая Гавайи, вероятно с синантропными крысами. После завоза возбудителя чумы с корабельными крысами на рубеже XIX—XX вв. сформировалась эпизоотическая система *R. exulans—X. vexabilis—Y. pestis*.

X. vexabilis не имела отношения к первичным природным очагам чумы где-либо на континенте, а в гавайских очагах стала эффективным переносчиком сразу же после внедрения возбудителя чумы из антропогенной паразитарной системы «синантропные корабельные крысы—*X. cheopis*» в островную систему «малая крыса—блоха *X. vexabilis*» без сколь-нибудь длительной коэволюции. Собственно, то же самое можно сказать о двух других высоко эффективных переносчиках чумы: *X. cheopis* и *X. brasiliensis* (Hirst, 1925, 1927; Beaucournu, 1999). Естественные первичные ареалы последних лежат на Африканском континенте, где нет первичных природных очагов чумы. В Африку возбудители азиатских подвидов чумы с признаками gly$^+$ и gly$^-$ завезены человеком во время двух последних наиболее известных пандемий XIV и XIX—XX вв. (MacEvedy, 1985; Сунцов, Сунцова, 2006; Harbeck et al., 2013; Сунцов, 2014). *X. cheopis* и *X. brasiliensis* также стали высоко эффективными переносчиками чумы сразу после проникновения бактерии-возбудителя в соответствующие естественные и антропогенные паразитарные системы «грызун—блоха». В этом отношении следует заметить, что во многих экспериментальных исследованиях по изучению чумы в качестве модельного «классического» переносчика используют культуры теплолюбивой африканской *X. cheopis*. При этом высокую эффективность передачи и высокий процент блокообразования связывают с длительной коэволюцией *X. cheopis* и бактерии *Yersinia pestis*. Однако эволюционная связь бактерии и «крысиной» блохи вовсе не является длительной. Исходный ареал *X. cheopis* расположен вне границ первичных природных очагов чумы и ее участие в эпизоотических процессах имеет исключительно антропогенную обусловленность. Высокую эффективность *X. cheopis* как переносчика возбудителя чумы, а также сходных с ней в этом отношении *X. vexabilis* и *X. brasiliensis*, правильнее увязывать не с их длительной коэволюцией с бактерией *Y. pestis*, а наоборот, с недавним объединением компонентов в эпизоотическую триаду «грызун—блоха *Xenopsylla* spp.—бактерия *Yersinia pestis*» и с несовершенством их пока только зарождающихся взаимоотношений (Hinnebusch, 2005; Eisen, Gage, 2012).

Список литературы

Ващенок В. С. 1988. Блохи (Siphonaptera) — переносчики возбудителей болезней человека и животных. ЗИН АН СССР. Л.: Наука. 161 с.

Кузнецов Г. В. 2006. Млекопитающие Вьетнама. М.: КМК. 420 с.

Медведев С. Г. 1996. Географическое распространение семейств блох (Siphonaptera). Энтомол. обозр. 75 (4): 815—833.

Павлинов И. Я., Дубровский Ю. А., Россолимо О. Л., Потапова Е. Н. 1990. Песчанки мира. М.: Наука. 350 с.

Сунцов В. В. 2012. Происхождение возбудителя чумы — микроба *Yersinia pestis*: структура видообразовательного процесса. Изв. РАН. Сер. биол. 1: 5—13.

Сунцов В. В. 2014. Экологические аспекты происхождения возбудителя чумы *Yersinia pestis*: концепция промежуточной среды. Сибирский экол. журн. (В печати).

Сунцов В. В., Сунцова Н. И. 2000. Экологические аспекты эволюции микроба чумы *Yersinia pestis* и генезис природных очагов. Изв. РАН. Сер. биол. 6: 645—657.

Сунцов В. В., Сунцова Н. И. 2006. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы (экологические, географические и социальные аспекты). М.: КМК. 247 с.

Сунцов В. В., Сунцова Н. И. 2008. Макро- и микроэволюция в проблеме происхождения и мировой экспансии чумного микроба *Yersinia pestis*. Изв. РАН. Сер. биол. 4: 645—657.

Сунцов В. В., Сунцова Н. И. 2009. Принцип видообразования микроба чумы *Yersinia pestis*: градуализм или сальтационизм? Изв. РАН. Сер. биол. 6: 645—653.

Сунцов В. В., Сунцова Н. И., Румак В. С., Данг Туан Дат, Хоанг Ань Тует, Лыонг Тхи Мо. 2011. Структура и генезис эпизоотических систем «грызун-блоха-микроб *Yersinia pestis*» в ценозах Вьетнама, включая территории экоцида. В кн.: Окружающая среда и здоровье человека в загрязненных диоксинами регионах Вьетнама. М.: КМК. 202—258.

Фенюк Б. К. 1959. Заметки о природных очагах чумы и противочумной работе в Китайской Народной Республике (по путевым впечатлениям). Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 10: 8—16.

Adler G. H., Mangan S. A., Suntsov V. V. 1999. Richness, abundance, and habitat relations of rodents in the Lang Bian mountains of southern Viet Nam. Journ. of Mammal. 80 (3): 891—898.

Adler G. H., Suntsova N. I., Suntsov V. V., Mangan S. A. 2001. Notes on fleas (Siphonaptera) collected from small mammals in southern Viet Nam. Journ. of Med. Entomol. 38 (2): 210—213.

Atkinson I. A. E. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifuana. In: Conservation of island birds. 3. Cambridge, ICBP Technical Publication Series. 35—81.

Bates P. J. J. 1988. Systematics and zoogeography of *Tatera* (Rodentia: Gerbillinae) of north-east Africa and Asia. Bonner Zoologische Beitrage. 39 (4): 265—303.

Beaucournu J. C. 1999. Diversity of flea vectors as a function of plague foci. Bulletin de la Societe de pathologie exotique. 92 (2): 419—421.

Beaucournu J. C., Sountsov V. V., Ly Thi Vi Huong, Sountsova N. I. 2000. Esquisse d'une biogeographie des puces (Insecta, Siphonaptera) du Vietnam. Biogeographica. 76 (1): 1—20.

Beaucournu J. C., Sountsova N. I., Ly T. V. H., Sountsov V. V. 2002. Contribution to the study on Plague from Vietnam: historical views and list of the collected Fleas (Insecta — Siphonaptera) in anthropic zones. Parasite. 9: 3—10.

Cavanaugh D. C., Hunter D. H., Ba V. N., Dung T. C., Ryan P. F., Marshall D. J. 1968. Ecology of plague in Vietnam. III. Sylvatic plague: *Bandicota indica*, a transitional species. Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene. 62 (3): 456.

Cavanaugh D. C., Ryan P. F., Marshall J. D. 1969. The role of commensal rodents and their ectoparasites in the ecology and transmission of plague in South-East Asia. Bulletin of Wildlife Disease Association. 5: 187—194.

Dunnet G. M., Mardon D. K. 1974. A Monograph of Australian fleas (Siphonaptera). Australian Journ. of Zool. Supplementary Series. 30: 1—273.

Durden L. A., Traub R. 1990. Zoogeographical implications from rodent ectoparasites in Sulawesi. In: Insects and the rain forests of South East Asia (Wallacea). London, Royal Entomological Society of London. 57—62.

Eisen R. J., Gage K. L. 2012. Transmission of flea-borne zoonotic agents. Annual Reviews Entomology. 57: 61—82.

Elbel R. E., Theinaua Mali. 1957. A flea and rodent control programm for plague preservation in Thailand. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. 6 (2): 280—293.

Eskey C. R. 1934. Epidemiological study of plague in the Hawaiian Islands. Public Health Bulletin of Washington. 213: 1—70.

Frenzel B. 1992. Maximum cooling of the last glaciations (about 20 000 to 18 000 yr. B. P.). Vegetation. Map 55. In: Atlas of Paleoclimates and Paleoenvironmentes of the Northern Hemisphera. Late Pleistocene — Holocene. Stuttgart, Jena, New York, Gustav Fischer Verlag. 153 p.

Haas G. E. 1969. Quantitative Relationships between Fleas and Rodents in a Hawaiian Cane Field. Pacific Science, 23: 70—82.

Harbeck M., Seifert L., Hänsch S., Wagner D. M., Birdsell D., Parise K. L., Wiechmann I., Grupe G., Thomas A., Keim P., Zöller L., Bramanti B., Riehm J. M., Scholz H. C. 2013. *Yersinia pestis* DNA from Skeletal Remains from the 6 (th) Century AD Reveals Insights into Justinianic Plague. PLoS Pathogens. 9 (5): e1003349. doi: 10.1371.

Herivaux A., Toumanoff C. 1948. Epidemiologie de la peste a Saigon-Cholon (1943). L'etude de la faune pulicidienne des rats dans ses rapports avec la transmission de la peste. Bulletin de la Societe de pathologie exotique. 41: 47—59.

Hinnebusch B. J. 2005. The Evolution of Flea-borne Transmission in *Yersinia pestis*. Current Issues in Molecular Biology. 7: 197—212.

Hirst L. F. 1925. Plague fleas with special reference to the Milroy lectures, 1924. Journal of Hygiene (London). 24 (1): 1—16.

Hirst L. F. 1927. Rat-flea surveys and their use as a guide to plague preventive measures. Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene. 21 (2): 87—104.

Hopkins G. H. E., Rothschild M. 1953. An Illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. 1. London, British Museum. 361 pp.

Ikeda J. K. 1985. A Brief History of Bubonic Plague in Hawaii. Proceedings of the Hawaiian Entomological Society. 25: 75—81.

Kartman L., Prince F. M., Quan S. F. 1956. Comparative plague-vector efficiency of *Xenopsylla vexabilis hawaiiensis* and *Xenopsylla cheopis*. Bulletin of World Health Organization. 14 (4): 681—704.

Klein J. M. 1971. La faune des puces du Cambodge (Siphonaptera). Entomology and Medical Parasitology. 9: 223—238.

Klein J. M., Hebrard G., Kim Suor. 1973. Etude ecologique sur les puces de rats commensaux de l'homme et en particulier sur *Xenopsylla cheopis* (Roths.), 1903 (Siphonaptera), dans la region de Phnom-Penh (Cambodge). Entomology and Medical Parasitology. 11 (1): 57—73.

Kusharyono C., Udayati U., Sustriayu N., Lim Boo Liat. 1979. Surveillance of small mammals and their flea indices in plague endemic area at Boyolali, Central Java, Indonesia. International Journal of Zoonoses. 7 (1): 1—14.

MacEvedy C. 1985. The Bubonic Plague. Scientific American. 285: 118—123.

Marshall J. D. 1977. Family Muridae: rats and mice of Thailand. In: Mammals of Thailand. Bangkok, Association for the Conservation of Wildlife. 395—490.

Matisoo-Smith E., Robins J. H. 2004. Origins and dispersals of Pacific peoples: evidence from the mtDNA phylogenies of the Pacific rat. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA. 101: 9167—9172.

Moseng O. G. 2004. Climate, Ecology and Plague: The Second and the Third Pandemic Reconsidered. In: Proceedings 28-th Symposium, 8—9 Nov. 2004. Odense, University of Southern Denmark. 23—46.

Olson W. P. 1969. Rat-flea indices, rainfall and plague outbreaks in Vietnam with emphasis on the Pleiku area. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. 18 (4): 621—628.

Perrin M. R. 1981. Seasonal changes in the body fat content of two coexisting rodents, *Rhabdomys pumilio* and *Otomys irroratus*. South African Journal of Wildlife Research. 11 (1): 21—27.

Sharif M. 1951. Spread of plague in the southern and central divisions of Bombay Province and plague endemic centres in the Indo-Pakistan Subcontinent. Bulletin of World Health Organization. 4 (1): 75—109.

Schwarz E., Schwarz H. K. 1960. Classification, Origin and Distribution of Commensal Rats. Bulletin of World Health Organization. 23: 411—416.

Smit F. G. M. 1965. Siphonaptera of New Zealand. Transactions of Royal Society of New Zealand. 7: 1—50.

Stark H. E., Kartman L. 1957. Studies on *Pasteurella pestis* in fleas. VI. The laboratory culture of *Xenopsylla vexabilis hawaiiensis* Jordan, 1932. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. 6 (4): 707—711.

Suntsov V. V., Ly Thi Vi Huong, Suntsova N. I., Gratz N. G. 1997. Plague in Vietnam: zoological and parasitological aspects. Bulletin of World Health Organization. 74 (2): 117—123.

Tan M. M., King R. E. 1979. The host/parasite relationships of *Xenopsylla astia* and *X. cheopis* on *Bandicota bengalensis* in Rangoon, Burma. The South-East Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health. 10 (4): 505—509.

Tate G. H. H. 1935. Rodents of the genera *Rattus* and *Mus* from the Pacific Islands, collected by the Whitney South Sea Expedition, with a discussion of the origins and races of the Pacific Island rat. Bulletin of American Museum of Natural History. 68: 145—178.

Tipton V. J., Méndez E. 1966. The fleas (Siphonaptera) of Panama. In: Ectoparasites of Panama. Chicago, Field Museum of Natural History. 289—338.

Traub R. 1963. The Fleas of Egypt. Two New Fleas of the Genus *Nosopsyllus* Jordan, 1933 (Siphonaptera: Ceratophyllidae). Proceedings of Entomological Society of Washington, 65: 81—97.

Traub R. 1972a. Notes of fleas and the ecology of plague. Journal of Medical Entomology. 9 (6): 603.

Traub R. 1972b. The zoogeography of fleas (Siphonaptera) as supporting the theory of continental drift. Journal of Medical Entomology. 9 (6): 584—589.

Walton W. D., Tun M. M. 1978. Fleas of small mammals from Rangoon, Burma. South-East Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health. 9 (3): 369—377.

Williams J. M. 1973. The Ecology of *Rattus exulans* (Peale) Reviewed. Pacific Science, 27 (2): 120—127.

Woodruff D. S. 2003. Neogene marine transgressions, paleogeography and biogeographic transitions on the Thai-Malay Peninsula. Journal of Biogeography. 30: 551—567.

NOTES ON THE FLEA XENOPSYLLA VEXABILIS JORDAN, 1925 (PULICIDAE: SIPHONAPTERA) IN VIETNAM AS RELATED TO THE PROBLEM OF ANTHROPOGENIC PLAGUE FOCI

V. V. Suntsov, N. I. Suntsova

Key words: anthropogenic plague foci, Hawaiian Islands, Vietnam, *Berylmys berdmorei*, *Rattus exulans*, *Xenopsylla vexabilis*, *Yersinia pestis*.

SUMMARY

It was demonstrated that the flea *Xenopsylla vexabilis*, the main vector of plague agent in the «natural plague foci» of Hawaii in first half of XX century, is a specific parasite of small white-toothed rat *Berylmys berdmorei*, inhabiting tropical forests and grasslands of Indo-China, including Vietnam. In Vietnam settlements *X. vexabilis* was not recorded. This flea was found in the fields bordering natural landscapes and agricultural areas as a parasite of the greater bandicoot rat *Bandicota indica* and savile's bandicoot rat *B. savilei* and on a rat *Rattus koratensis*. It was speculated that the bandicoots might play important role in the introduction of the flea to the Pacific islands where *X. vexabilis* changed bandicoot hosts to the synanthropic rats. The new data do not support the coevolution conception of the plague agents' association *Rattus exulans—Xenopsylla vexabilis—Yersinia pestis*.